云　南　植　物　研　究　2009，31 (2)：153～157
Acta Botanica Yunnanica　DOI：10.3724 SP.J.1143.2009.08177

不同生境下珠芽蓼（蓼科）的繁殖策略比较

范邓妹[1,2]，**杨永平**[1]
(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室，云南 昆明　650204；
2 中国科学院研究生院，北京　100049)

摘要：在青藏高原横断山区以海拔相同的高山流石滩和高寒草甸中的珠芽蓼（*Polygonum viviparum*）居群为研究对象，探讨该物种在不同生境条件下的繁殖策略以及无性繁殖和有性繁殖间的关系。结果发现，流石滩居群的珠芽蓼植株高度和珠芽数量显著低于高寒草甸居群，而珠芽和花总数量、花数量和每个花序上的花比例却显著高于高寒草甸居群。研究结果表明珠芽蓼在环境更为恶劣的高山流石滩生境中增加了对繁殖器官和花资源的投资，说明在高山植物中繁殖优先于营养生长，且有性繁殖比无性繁殖具有更为重要的作用。而对每个植株上花数量和珠芽数量的统计结果表明，两者呈显著的负相关关系，进一步证明了同一植株内无性繁殖和有性繁殖的权衡关系。

关键词：珠芽蓼；高山流石滩；高寒草甸；有性繁殖；无性繁殖；青藏高原
中图分类号：Q 945　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700 (2009) 02-153-05

Reproductive Performance in Two Populations of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) under Different Habitats*

FAN Deng-Mei[1,2], YANG Yong-Ping[1 **]
(1 *Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China; 2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: In this study, we present an investigation of the reproductive performance of two populations of *Polygonum viviparum* (Polygonaceae) in the Hengduan Mountains of the Qinghai-Xizang Plateau. Two populations were deliberately selected at the same elevation but with different habitats, alpine scree and alpine meadow, respectively. Our results show that the plant height and the bulbil number from the population in alpine scree are significantly lower than those in alpine meadow, but total number of bulbils and flowers, flower number and flower proportion of each inflorescence are obviously higher than those in alpine meadow, indicating that more resources are probably allocated to reproduction organs and flowers under harsh environments like alpine scree, and *P. viviparum* sets priorities of reproduction over vegetative growth, and sexual reproduction over asexual reproduction. Furthermore, we also find a significantly negative relationship between flower number and bulbil number, suggesting the trade-off between sexual reproduction and asexual reproduction in this species.

Key words: *Polygonum viviparum*; Alpine scree; Alpine meadow; Sexual reproduction; Asexual reproduction; Qinghai-Xizang Plateau

高山恶劣的自然环境通常不利于植物的异花传粉过程，因此许多高山植物形成了自花传粉的繁育系统，以完成其有性繁殖过程（K rner, 2003)。无性繁殖是植物维持种群大小的另一种方式，植物的无性繁殖可通过匍匐枝、根状茎、块茎、球茎、球根和珠芽等方式完成（Price and

基金项目：中国科学院知识创新工程领域前沿项目 (540706571121)、国家自然科学基金 (30700096) 和福特基金
通讯作者：Author for correspondence; E-mail: yangyp@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2008-09-18，2009-02-13 接受发表
作者简介：范邓妹 (1983-) 女，在读博士研究生，主要从事植物系统学和生物地理学研究。

Marshall，1999)。在气候恶劣、资源短缺的环境(如极地和高山）中，有性繁殖的比例通常下降且不可靠（Billings，1974；Eriksson，1997；Klimes 等，1997)，植物通常采取无性繁殖方式来应对。但由于无性繁殖能降低种群的遗传多样性，进而影响物种对变化环境的适应能力（Zhang and Zhang，2007)，因此有学者认为在恶劣的环境中，植物可能更倾向于通过有性繁殖方式产生后代(Fabbro and K rner，2004)。以往对植物无性和有性繁殖的相互关系的研究多以不同海拔梯度的居群为研究对象，如 *Saxifraga oppsitifolia* L.(Gugerli，1997）和 *Scirpus mariqueter* Tang et Wang (Sun 等，2001）的有性繁殖分配具有随海拔升高而上升的趋势。但在不同海拔环境中，非生物因子如光照强度以及生物因子如植被覆盖度均能影响植物的无 性和有性繁殖（张运春等，2005)。因此选择海拔相似而生境不同的居群作为研究对象能减少一些环境因子（如光照强度）对两种繁殖方式的影响，从而能较为准确地反映植物在不同生境中采用的繁殖策略。

青藏高原是世界上面积最大、海拔最高的高原（郑度，1996)。高原独特的地形构造、复杂的立地条件以及多样化的气候特征使其成为研究高山植物繁殖策略的理想地区，而青藏高原东南部的横断山地区河谷和山脉相间的地形条件为这一研究提供了更为便利的条件。然而对该地区植物的无性与有性两种繁殖策略的研究却极为贫乏，尤其是在不同生境中两种繁殖方式的表达形式。珠芽蓼（*Polygonum viviparum* L.）为多年生蓼科（Polygonaceae）植物，广布于北极和高山地区（Law 等，1983；Bauert，1993；Wookey 等，1994；Pamela 等，2002)。该植物既可利用珠芽进行无性繁殖，又能开花结果进行有性繁殖，为研究生境异质性对无性和有性两种繁殖方式的影响提供了一个理想材料。已有的研究表明，珠芽蓼的繁殖分配与海拔（Bauert，1993）和生物环境因素（Law 等，1983）有关，并且其生长和繁殖受温度、营养等环境因子变化的影响（Wookey 等，1994)。然而，正如我们以上所述，选择海拔相似但生境不同的居群作为研究对象才能更为准确的了解不同环境条件下植物的繁殖策略。因此本研究在青藏高原横断山区选择海拔相同而生境不同的两个珠芽蓼居群进行比较研究，重点解决如下问题：两个居群的植株特点，尤其是有性繁殖的特点有什么差异？这些差异是否是珠芽蓼适应严酷环境的表现形式？

1　材料和方法

1.1　研究地点

研究于 2007 年 7 月 15 日至 7 月 20 日在云南省西北部迪庆藏族自治州德钦县白马雪山自然保护区进行。该区地处青藏高原向云贵高原过渡的横断山脉中部（98°57′～99°25′E，27°24′～28°36′N)，平均海拔在 4 000 m 以上；因受印度洋季风影响，年均气温为 -7.4℃，年均降水量在 400～600 mm (邓敏和周浙昆，2005)。保护区内植被类型丰富，在海拔 4 000 m 以上分布有高山灌丛、高寒草甸和高山流石滩等多种植被类型。本研究在高山流石滩（99°60′E，28°25′N，海拔 4 467 m）选择一个珠芽蓼居群，并在 5 km 外且海拔高度相似的高寒草甸（99°00′E，28°24′N，海拔 4 469 m）选择另一珠芽蓼居群。这两个实验地点位于两个沿着河流东北 - 西南走向平行的山峰上，高山流石滩处于山脊平坦处，而高寒草甸位于另一山峰的东南坡，因此，两个实验地的水、热条件在受坡向，迎风面，溪流等方面因素影响下具有一定的差异；另外，高山流石滩表面土壤稀少，地表覆盖有大量的砾石层；而高寒草甸土壤相对肥沃，主要为高寒草甸土。两地环境独特的地形和土壤因子必对植物的分布和数量具有强烈作用。高寒草甸生境湿润而寒冷，分布着湿冷中生草本植物，草层低矮盖度大。密丛型短根茎的嵩草属（*Kobresia*）植物是这里的优势种，珠芽蓼、圆穗蓼（*Polygonum macrophyllum* D. Don.)、异花针茅（*Stipa aliena* Keng)、黑褐苔草（*Carex atrofusca* Schkuhr)、高山龙胆（*Gentiana algida* Pall.)、以及华丽风毛菊（*Saussurea superba* Anthony）等是常见的伴生种。流石滩植被相当稀疏，优势种不明显；有适应严寒的中、旱生多年生杂草类及垫状植物，除珠芽蓼外，常见的植物有红景天(*Rhodiola* sp.)、绿绒蒿（*Meconopsis* sp.)、葶苈（*Draba* sp.)、火绒草（*Leontopodium* sp.)、虎耳草（*Saxifraga* sp.）等。

1.2　实验材料与方法

珠芽蓼为一种多年生草本植物。在生长初期，形成球茎，每年由球茎发出形成基生叶，球茎经多年生长抽出花序。顶生总状花序呈穗状，花序上既能产生进行有性繁殖的花又能产生进行无性繁殖的珠芽。多数情况下，花序上部着生花，下部着生珠芽，也存在只有花或珠芽的情况。它是一种营养体胎生植物，珠芽可在母株上发芽，自然脱落后生根并生长为新株（张锡成等，

2004)。

在高山流石滩居群和高寒草甸居群内各自随机取样，各取至少 200 个花序，从基部花枝剪断并取地上部分，分别装在纸袋内带回实验室。室内用米尺测量每一花序的高度（由植株基部至穗状花序顶部），统计每个花序上的花数量和珠芽数量，并计算花在地上繁殖器官总数所占的比例（花比例 = 花数量 （花数量 + 珠芽数量)）。用获得的两个居群的所有个体作为研究对象，分析珠芽数量和花数量间的相互关系。两个居群的凭证标本均存于中国科学院昆明植物研究所标本馆（范邓妹 055 和 056，KUN)。

1.3 统计分析

数据在比较前用单样本 K-S 检验（One-Sample K-S Test）检验是否服从正态分布，对不服从正态分布的数据用取其对数转换值（lg-transformed）以满足比较假设。两个居群间的植株高度、花数量和珠芽数量、珠芽和花总数量以及花比例的差异用独立样本 *t* 检验（Independent-Sample T Tests）比较。用双变量相关分析（Bivariate Correlations）分析所有个体珠芽数量和花数量的相关性。数据用 SPSS 13.0 统计软件包进行比较分析（SPSS, 2004)。

2 结果

高山流石滩居群的植株高度（$t = -14.22$, d.f. = 430，$P < 0.001$）和珠芽数量（$t = -8.58$, d.f. = 430，$P < 0.001$）均显著低于高寒草甸居群(表 1)，而流石滩居群的珠芽和花总数量（$t = 9.55$，d.f. = 430，$P < 0.001$)、花数量（$t = 11.71$，d.f. = 430，$P < 0.001$）以及每个花序的花比例（$t = 9.87$，d.f. = 430，$P < 0.05$）却显著高于高寒草甸居群（表 1)。

对两个居群珠芽蓼所有个体的珠芽数量和花数量的相关性进行分析，结果发现珠芽数量与花数量呈显著的负相关关系（r = - 0.616，$P < 0.01$，图 1)。

3 讨论

高山流石滩和高寒草甸的环境和植被类型完全不同，而两种生境的珠芽蓼居群在花序高度、珠芽数量、花数量、珠芽和花总数量以及花比例等特征上均存在显著差异，说明生境类型明显地

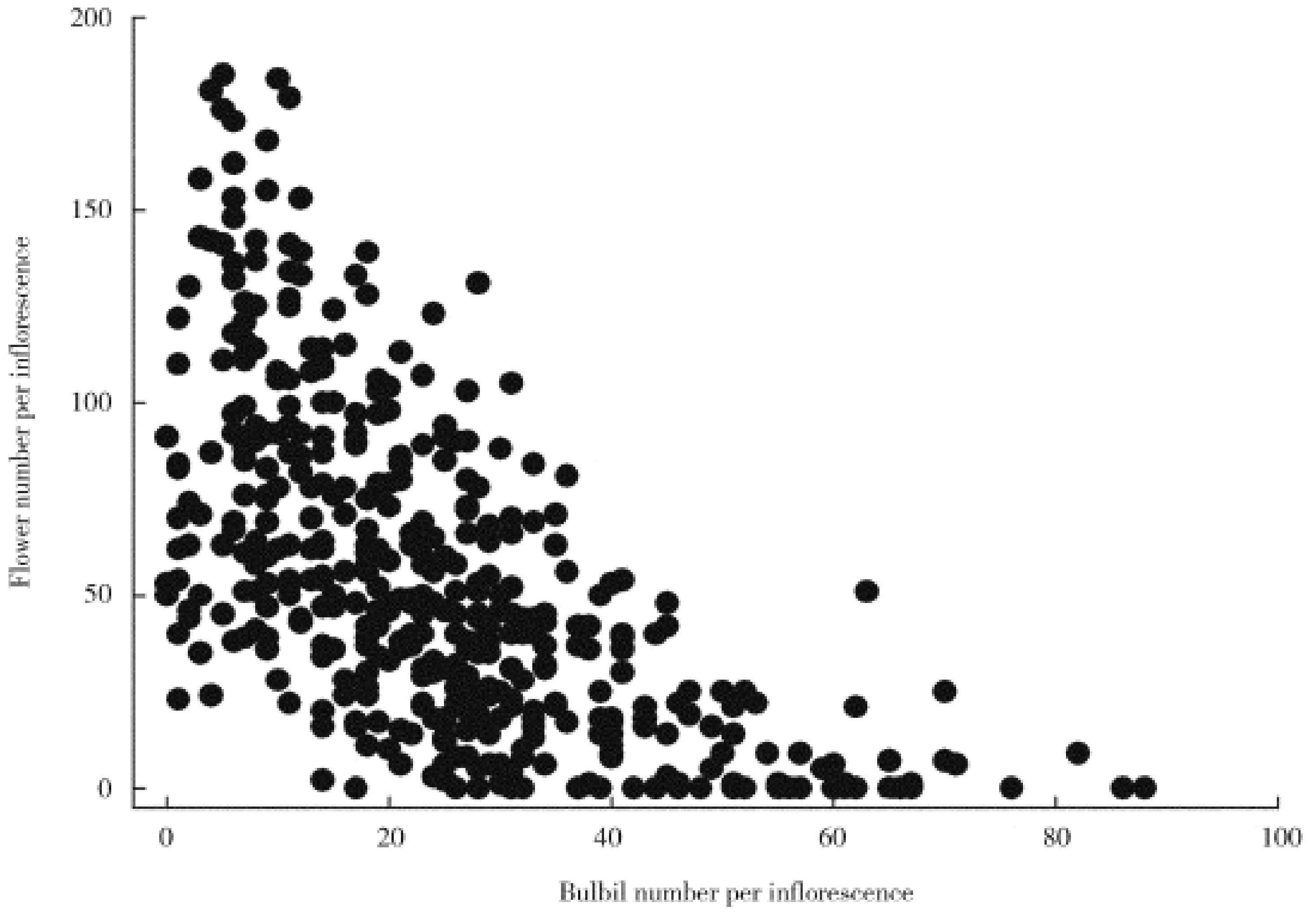

图 1　珠芽蓼的花数量与珠芽数量的相关性分析散点图

Fig. 1　Scatter diagram of flower number and bulbil number for each inflorescence of *Polygonum viviparum* in the two populations (Two-tailed Pearson Correlation, r = - 0.616, $P < 0.001$)

表1 珠芽蓼每个植株的平均高度、珠芽数量、花数量和花比例 (平均值±标准差),
以及在两个不同生境类型居群间的比较结果

Table 1 The mean (Mean±SD) plant height, bulbil number, flower number, total number of bulbils and flowers, and flower proportion per inflorescence of *Polygonum viviparum*, and the results of comparison between the two populations with different habitats

生境类型 Habitat type	样本量 Sample size	植株高度 Plant height (cm)	珠芽数量 Bulbil number	花数量 Flower number	珠芽和花总数量 Total number of bulbils and flowers	花比例 Flower proportion
高寒草甸 Alpine meadow	220	18.92±6.43	30.80±13.23	33.77±23.08	64.57±21.90	0.48±0.23
高山流石滩 Alpine scree	212	11.78±3.54	18.28±16.95	75.19±46.93	93.47±38.96	0.74±0.31
比较结果 Results of comparison	-	$t=-14.22$, $P<0.001$	$t=-8.58$, $P<0.001$	$t=11.71$, $P<0.001$	$t=9.55$, $P<0.001$	$t=9.87$, $P<0.05$

影响了珠芽蓼地上部分的资源分配模式以及对不同繁殖器官的分配。在高寒草甸中,许多禾草类植物的个体比珠芽蓼高,因此珠芽蓼为争取较多的光资源而增加植株高度。而在环境更为恶劣的生境 (流石滩) 中,温度变化剧烈并通常伴有强风,矮小的植株不仅有利于保持植株温度,还能降低强风伤害和水分丧失 (Fabbro and K rner, 2004)。因此植株矮小是抵御恶劣环境中剧烈温度变化和强风的一种适应形式 (K rner, 2003)。此外,植株高度降低带来的热积累能增加花的温度和结籽率以及对传粉昆虫的吸引能力 (Donnelly and Lortie, 1998),而矮小的植株还可以躲避动物的食用和践踏 (Reekie, 1998)。因此,高山流石滩居群中珠芽蓼植株高度的降低增强了该物种对恶劣环境的适应能力。

流石滩居群中植株高度降低,说明珠芽蓼减少了投资到营养生长的资源,而由此节约的资源可能分配到了繁殖器官。尽管我们并没有比较两种生境类型中珠芽蓼地下球茎的差异,但我们发现流石滩上珠芽蓼的珠芽和花总数量远远超过了高寒草甸,证明了在流石滩居群的珠芽蓼增加了对地上繁殖器官的资源分配。对于地上繁殖器官,流石滩居群的珠芽数量显著低于高寒草甸,但流石滩居群的花数量和每个花序的花比例均显著高于高寒草甸,说明与高寒草甸居群相比,在流石滩居群中珠芽蓼分配到地上繁殖器官的总资源有更高的比例被分配到花部分。这些结果表明,在环境更为恶劣的流石滩,珠芽蓼的繁殖投资更为重要,而且更加依赖有性繁殖以维持居群较高的遗传多样性水平和对变化环境适应能力 (Zhang and Zhang, 2007)。

无性繁殖有利于维持居群的大小,但不利于居群的长期繁殖;而有性繁殖能维持居群的进化潜力和对变化环境的适应能力,但在不稳定的传粉环境中,有性繁殖具有较大的风险 (Zhang and Zhang, 2007)。无性和有性繁殖各有利弊,正如 Silvertown (2008) 指出,有性繁殖对于居群的长期繁殖成功来说必不可少;而无性繁殖不能完全代替有性繁殖,只能在短期内维持居群的大小。但由于个体内的可用资源有限,因此如果某种植物同时存在两种繁殖方式,投资到两种繁殖方式的资源通常呈现一种权衡关系 (Law 等, 1983; Bauert, 1993; Zhang and Zhang, 2007)。我们对每个植株上花数量和珠芽数量的统计结果同样证明了这一点,两者呈显著的负相关关系,进一步证明了无性繁殖和有性繁殖间在利用个体资源上的权衡关系。

本研究的结果表明,生境类型对珠芽蓼的繁殖方式具有重要的影响,在环境恶劣的生境中珠芽蓼减少了投资到营养生长的资源并增加了对繁殖器官的投资;而且对花的资源投资优先于对珠芽的资源投资,证明了在高山植物适应极端环境过程中有性繁殖比无性繁殖具有更为重要的作用。

致谢 采集材料过程中得到了本所陈家辉博士和赵方同学的热情支持和帮助,段元文博士在实验设计和分析上给予了悉心的指导。

〔参 考 文 献〕

Bauert MR, 1993. Vivipary in polygonum viviparum: an adaption to cold climate [J]. *Nordic Journal of Botany*, 13: 473—380

Billings WD, 1974. Adaptations and origins of alpine plants [J]. *Arctic*

and Alpine Research, 6: 129—142

Deng M (**邓敏**), Zhou ZK (**周浙昆**), 2004. Seed plant diversity on screes from Northwest Yunnan [J]. *Acta Botanica Yunnannica* (**云南植物研究**), 26: 23—34

Donnelly SE, Lortie CJ, 1998. Pollination in Verbaseum Thapsus (Scrophulariaceae): the advantage of being tall [J]. *American Journal of Botany*, 85: 1618—1625

Eriksson O, 1997. Clonal life histories and the evolution of seed recruitment [A]. In: de Kroon H, van Groenendae JM eds. The Ecology and Evolution of Clonal Plants [M]. Leiden: Backhuys Publishers

Fabbro T, K rner C, 2004. Altitudinal difference in flower traits and reproductive allocation [J]. *Flora*, 199: 70—81

Gugerli F, 1998. Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae) [J]. *Oecologia*, 114: 60—66

Klimes L, Klimesova J, Hendriks R *et al.*, 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function [A]. In: de Kroon H, van Groenendae JM eds. The Ecology and Evolution of Clonal Plants [M]. Leiden: Backhuys Publishers

K rner C, 2003. Alpine plant life [M]. (2nd edition). Heidelberg: Springer

Law R, Cook RED, Manlove RJ, 1983. The ecology of flower and bulbil production in *Polygonum viviparum* [J]. *Nordic Journal of Botany*, 3: 559—565

Pamela KD, Margaret AM, Amy BC *et al.*, 2002. Barriers to reproduction in *Polygonum viviparum*: a comparative developmental analysis of *P. viviparum* and *P. bistortoides* [J]. *Annals of Botany*, 89: 145—156

Price EA, Marshall C, 1999. Clonal plants and environmental heterogeneity [J]. *Plant Ecology*, 141: 3—7

Reekie EG, 1998. An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major* [J]. *Cannadian Journal of Botany*, 76: 43—50

Silvertown J, 2008. The evolutionary maintenance of sexual reproduction: evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 169: 157—168

SPSS, 2004. SPSS for Windows, Release 13.0 [M]. Chicago: SPSS

Sun SC, Gao XM, Cai YL, 2001. Variations in sexual and asexual reproduction of *Scirpus mariqueter* along an elevational gradient [J]. *Ecological Research*, 16: 263—274

Wookey PA, Welker JM, Parsons AN *et al.*, 1994. Differential growth, allocation and photosynthetic responses of *Polygonum viviparum* to simulated environmental change at a high arctic polar semi-desert [J]. *Oikos*, 70: 131—139

Zhang XC (**张锡成**), Ren LC (**任林昌**), Chen JX (**陈季恂**) *et al.*, 2004. The kinds and geographical distribution of *Viviparous* plants in China [J]. *Journal of Northeast Forestry University* (**东北林业大学学报**), 32: 90—92

Zhang YC (**张运春**), Du XJ (**杜晓军**), Zhang QY (**张桥英**) *et al.*, 2005. Fitness analysis of seed and vegetative reproduction of clonal tree *Symplocos laurina* [J]. *Chinese Journal of Application Ecology* (**应用生态学报**), 16: 1687—1692

Zhang YF, Zhang DY, 2007. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants [J]. *Frontiers of Biology in China*, 2: 256—262

Zheng D (**郑度**), 1996. The system of physico-geographical regions of the Qinghai-Tibet (Xizang) Plateau [J]. *Science in China* (Series D) (**中国科学 (D辑)**), 39: 410—417